

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА НАН УКРАЇНИ**

Андрійчук Тамара Вячеславівна

УДК 594.32:575.18

**МІНЛИВІСТЬ ТА СТАТЕВА СТРУКТУРА ДВОХ ВИДІВ
КАЛЮЖНИЦЬ *VIVIPARUS VIVIPARUS* (LINNAEUS, 1758)
І *VIVIPARUS CONTECTUS* (MILLET, 1813) (GASTROPODA,
VIVIPARIDAE) У МЕЖАХ УКРАЇНИ: ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ**

03.00.08 – зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук**

Київ– 2015

Дисертацією є рукопис

Робота виконана на кафедрі зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка Міністерства освіти і науки.

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор
Межжерін Сергій Віталійович,
завідувач відділу еволюційно-генетичних основ
систематики Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена
НАН України

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, старший науковий
співробітник
Золотарьов Валентин Миколайович,
завідувач лабораторії популяційних досліджень
Інституту морської біології НАН України

кандидат біологічних наук
Рябцева Юлія Сергіївна,
старший викладач кафедри біології людини та
тварин Миколаївський національний університет
ім. В.О. Сухомлинського

Захист відбудеться «10» листопада 2015 року о 14 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий « 9 » жовтня 2015 року

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради



Ю.К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Черевоніг молюски роду *Viviparus* Montfort, 1810 відіграють значну роль в прісноводних екосистемах України, займаючи значну частину бентосу. Вони беруть участь у процесах самоочищення, слугують біоіндикаторами антропогенного впливу, є проміжними хазяїнами гельмінтів.

Однак, стосовно цих молюсків існує низка невирішених питань, серед яких: таксономічна структура європейських *Viviparidae* Gray, 1847, адже число видів і їх родова належність за оцінками різних дослідників суттєво відрізняються; сучасна чисельність та її тенденції, динаміка ареалів. Останні питання є особливо актуальними, зважаючи на вкрай негативну екологічну ситуацію, що склалась у водних системах України. Значний інтерес викликають питання мінливості. Причому це стосується не тільки морфологічних ознак, але й генетичних параметрів (каріотипів, алозимів, ДНК).

Виходячи з вище означеного, актуальним було б порівняльне дослідження мінливості відносно численних та екологічно досить близьких східноєвропейських видів: калюжниці річкової *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) та калюжниці болотяної *Viviparus contectus* (Millet, 1813) за комплексом ознак. Слід зазначити, що за способом життя ці види, хоча і досить подібні, однак в існуючих умовах водойм України перейшли до різних життєвих стратегій. Калюжниця річкова ще досить звичайний та активний вид, тоді як калюжниця болотяна, колись масовий молюск, у другій половині ХХ ст. в Україні різко втратила чисельність і перейшла до стратегії виживання. Очевидно, що головними причинами різних стратегій у цих видів стало руйнування природних екосистем, які стали особливо небезпечними для калюжниці болотяної (Анистратенко и др., 2014). Слід врахувати, що в підтриманні стабільно високої чисельності видів важливу роль відіграє зберігання умов і форм розмноження. В останньому випадку мова може йти про порушення нормального статевого процесу при переході до агамії і партеногенезу, що є досить актуальним для ряду груп безхребетних, де хромосомні механізми визначення статі ще не сформовані, а це означає можливість реверсії статі, гермафродитизм і спонтанний партеногенез. Так, у американських представників роду *Campeloma*, що відноситься до *Viviparidae* s. lato, звичайним є облігатній і факультативний партеногенез (Johnson, 1999). Що стосується європейських представників роду *Viviparus*, то докази партеногенезу тут не отримані, хоча співвідношення статей, наприклад, в українських популяціях, буває різко зміщеним в бік самок, а в деяких вибірках самці взагалі відсутні (Левина, 1992). До цього слід додати, що виникнення поліплоїдії і партеногенезу в цій групі є цілком можливим, з огляду на ту обставину, що між видами цього роду відбувається природна гібридизація (Falniovski et al., 1993; Katoh, Ribí, 1996).

Особливості статевої структури і явище статевого диморфізму викликають теоретичний та еволюційний інтерес. Загальна тенденція історичного розвитку процесу відтворення собі подібних представляється переходом від нестатевого розмноження до статевого (від одноклітинних до

багатоклітинних), а далі від гермафродитного до двостатевого. У цьому відношенні особливо актуальними є дослідження початкових періодів становлення статевого розмноження на основі двостатевості. До представників сучасної фауни, у яких ще тільки відбувається становлення диференціації на самок і самців, як раз і відносяться черевоногі молюски. В цьому класі можна зустріти як ситуації гермафродитизму, так і чітку роздільностатевість. Підклас передньюзбрових Prosobranchia і являє собою змішану групу з різними типами статевого розмноження. Причому в прісноводній родині калюжницевих Viviparidae правилом є роздільностатевість, а одностатевість – виключення (Ситнікова, Старобогатов, 1982). Таким чином, порівняльне дослідження двох досить близьких, але з різною адаптивною стратегією видів, в плані їх мінливості та статевої структури, яке базується на використанні різних підходів, в тому числі і генетичних, буде досить актуальним.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано на базі Житомирського державного університету імені Івана Франка у межах комплексної теми: „Тваринний світ України (систематика, поширення, екологія, біологія) в умовах глобальних змін клімату Землі (№ 0112U0022636)”.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи є встановлення особливостей статевої структури і мінливості близьких видів молюсків *Viviparus viviparus* і *V. contectus* в умовах різних життєвих стратегій.

Для досягнення зазначеної вище мети були поставлені наступні завдання:

1. Встановити рівень внутрішньовидової та міжвидової диференціації зазначених видів на рівні алозимів.
2. Визначити тенденції чисельності і перевірити наявність різних життєвих стратегій видів у сучасних умовах.
3. Порівняти екологічну толерантність молюсків на підставі моделювання їх екологічної ніші.
4. Провести порівняльний аналіз конхіологічної мінливості.
5. Встановити особливості співвідношення статей в популяціях та характеру статевого диморфізму.
7. Порівняти плодючість та виявити залежність між розмірами особин, співвідношенням статей і плодючістю на рівні популяцій.
8. Описати каріотипи і зробити детальну морфометрію хромосом самок і самців.

Об'єкт дослідження – черевоногі молюски роду *Viviparus*

Предмет дослідження – мінливість, життєва стратегія, каріологія та таксономія молюсків роду *Viviparus*.

Методи дослідження – методи конхіолого-анатомічних досліджень, алозимний аналіз, каріотипування, ГС-моделювання, статистичний аналіз.

Наукова новизна одержаних результатів. На підставі алозимного аналізу наводяться докази існування в Україні двох симпатричних видів: калюжниці річкової *V. viviparus* і калюжниці болотяної *V. contectus*, що мають

надійну репродуктивну ізоляцію. Доведена можлива аловидова структура виду *V. viviparus*, а також та обставина, що генетична диференціація *V. viviparus* і *V. contectus* відповідає рівню родів. Показано, що калюжниці річкова та калюжниці болотяна мають різні адаптивні стратегії, що відбивається на плодючості, співвідношенні статей та ступені мінливості черепашки. Встановлено, що у депресивного виду *V. contectus* вищий рівень конхіологічної мінливості, відчутніший дефіцит самців, менша плодючість. Встановлені певні відмінності самок та самців за формою черепашки, також доведена низька дискримінантність самців у обох видів за конхіологічними ознаками. З'ясовано, що співвідношення статей є специфічним для певної популяції і залишається стабільним протягом багатьох років. Доведено, що індивідуальна плодючість та співвідношення статей у виду *V. contectus* позитивно корелюють з середніми розмірами особин, при цьому не корелюючи між собою. Очевидно, що головним фактором, який призводить до деформації співвідношення статей і зменшення плодючості є негативні зміни умов існування, які в сучасній Україні залишаються більш сприятливими для *V. viviparus*. Вперше доведена наявність статевого диморфізму каріотипу молюсків без наявності гетероморфних пар хромосом. Отримані результати доводять відсутність будь-яких адаптивних чи мікроеволюційних механізмів, які могли б компенсувати втрати чисельності у цих видів від погіршення умов існування.

Особистий внесок здобувача. Персонально зібрано 70% матеріалу; проведено каріотипування; здійснена морфометрія та біологічний аналіз, що передбачає визначення статі та плодючості; проведена статистична обробка та кількісний аналіз даних. Взята участь у постановці електрофорезу та ПС-моделюванні. При написанні дисертації пошукачем не порушені права співавторів.

Практичне значення одержаних результатів. Результати роботи можуть бути використані при проведенні природоохоронних заходів, зокрема створенні системи біоіндикації екологічного стану водойм України, а також при викладанні курсів з зоології безхребетних, екології, еволюційної біології та генетики.

Апробація результатів дисертації. Матеріали доповідались на міжнародній конференції: „Молюски: результати, проблеми і перспективи досліджень” Житомир, 2012; конференції молодих дослідників-зоологів (Київ, Інститут зоології НАН України, 2011/12 рр.); на Наук.-практ. всеукр. конф. молодих учених та студентів, Житомир, 2011, 2013, 2014; на засіданні кафедри зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка та відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології ім. І. І Шмальгаузена НАН України.

Публікації. За темою дисертації опубліковано п'ять статей зі списку ДАК МОН України, одна з яких в журналі, що внесений до наукометричної бази Scopus, п'ять – тез і матеріалів конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається зі вступу, основної частини, висновків і списку використаних джерел, який налічує

165 першоджерел (з них 89 латиницею) та додатку. Повний обсяг дисертації становить 160 сторінок, основна частина – 133 сторінки, рукопис ілюстровано 40 рисунками та 31 таблицею.

Подяки. Висловлюю глибоку вдячність науковому керівнику д. б. н., професору С. В. Межжеріну за ідеї та консультації при виконанні роботи й підготовці рукопису. Дисертант також дуже вдячний за сприяння у виконанні роботи та цінні поради завідувачу кафедри зоології ЖДУ професору, д. б. н. А. П. Стадниченко. Особлива подяка н. с., к. б. н. О. І. Жалай. Надзвичайна вдячність за постійну підтримку у роботі, за консультації з проведення каріотипової обробки матеріалу завідувачу кафедри екології ЖДУ д. б. н. О. В. Гарбару, за допомогу у зборі матеріалу д. б. н., Л. М. Янович та кандидатам біологічних наук Л. В. Федоренку та А. В. Кулішу. Неформальна подяка к.б.н. В.М. Титарю за сприяння в отриманні результатів з ГІС-моделювання.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Перший розділ стосується актуальних питань таксономії та біологічних особливостей молюсків родини Viviparidae. Наголошується, що на сьогодні не існує єдиної точки зору щодо таксономічної структури родини, взагалі, і видового складу у фауні Європи, зокрема.

Зазначається, що при визначенні таксономічних взаємовідносин у межах родини значна увага приділялася застосуванню різного роду генетичних методів. Це має безпосереднє відношення до каріологічних даних (Павлюченкова, 1997; Baršienė et al., 2000), які чітко доводять, що *V. viviparus* та *V. contectus* мають різне число хромосом ($2n = 18$ та $2n = 14$ відповідно). При цьому, що стосується хромосомних формул та наявності статевих хромосом, то тут між даними різних науковців є певні розбіжності. Так О.В. Павлюченкова (1997) стверджує, що у *V. viviparus* та *V. contectus* є статеві хромосоми і XX-XY визначення статі, тоді як інші дослідники (Baršienė et al., 2000) наводять докази того, що саме у цих видів статевих хромосом немає, хоча у південно-європейських видів вони присутні, однак визначення статі у них відбувається за ZZ-ZW принципом. Очевидно, що зняття цього і деяких інших протиріч потребують подальших досліджень, що може бути зроблено при каріологічному дослідженні молюсків з території України.

Не були обійдені увагою дослідниками вівіпарід та близьких до них груп молюсків і такі проблеми як міжвидова гібридизація (Falniowski et al., 1993; Porter, Ribí, 1994; Katoh, Ribí, 1996; Lisicky, 1991), поліплоїдія та партеногенез (Selander et al., 1977; Karlin et al., 1980; Johnson, Leefe, 1999), які розв'язувалися, перш за все, з застосуванням даних з алозимної мінливості (Falnovski et al., 1993; Porter, Ribí, 1994; Johnson, Leefe, 1999).

У другому підрозділі розглядаються питання еволюції статі, статевої структури, механізми визначення статі і співвідношення статей в популяціях молюсків. Наголошено, що питання статевого диморфізму та співвідношення

статей у молюсків роду *Viviparus* є й досі невирішеним. Так, наявність статевого диморфізму відмічалася лише В. І. Жадіним (Жадин, 1928) для *V. viviparus*. Цікавою обставиною є певна неоднозначність співвідношення статей в популяціях цих видів. Так, одні дослідники (Жадин, 1928, Jakubik, 2009, 2012) вказують, що співвідношення статей у них близьке до рівного, а інші (Левина, 1992) на тенденцію до різкого дефіциту самців у популяціях *V. viviparus*, особливо в весняний період.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Основою дослідження послужили власні збори зроблені дисертантом в період 2009/14 рр. з 16 областей України. Для біохіміко-генетичного маркування була зібрана 41 вибірка, що включає 943 екземпляри молюсків. Додатково досліджено 79 вибірок і 2.585 особин на співвідношення статей і 19 вибірок з 1.670 особин для визначення плодючості. Окремо було каріотиповано 767 особин. Також у роботі використані колекції черепашок роду *Viviparus* Montfort, 1810 Національного науково-природничого музею (ННПМ) НАН України (Київ) (7.298 особин і 357 вибірок) та Державного природничого музею (ДПМ) НАН України (Львів) (475 особин і 47 вибірок). Це дозволило оперувати в роботі матеріалами з усіх адміністративних областей України.

Для морфометричного аналізу відбирали черепашки дорослих особин. Вимірювання черепашки проводили за наступними параметрами: ВЧ – висота черепашки, ШЧ – ширина черепашки, ВУ – висота устя, ШУ – ширина устя, ВКР – висота кришечки, ШКР – ширина кришечки, ВЗ – висота завитка, ВОО – висота останнього оберту та КО – кількість обертів. На основі лінійних параметрів були розраховані основні конхіологічні індекси: ВЧ/ШЧ, ВЧ/ВУ, ВЧ/ШУ, ВЧ/ВК, ВЧ/ШК, ВЧ/ВОО, ВЧ/ВЗ. Критерієм, за яким визначали статеву належність, слугувало праве щупальце. Плодючість самок у *V. contectus* аналізувалась з квітня по жовтень. Порівняльний аналіз плодючості двох видів проводили у вересні-жовтні. При визначенні плодючості ембріони рахували на всіх стадіях розвитку.

Біохімічне генне маркування здійснювали методом електрофорезу у 7,5% поліакриламідному гелі тріс-ЕДТА·Na₂-боратній системі буферів рН 8,5 (Peacock et al., 1965). Фарбування гелів проводилося за стандартними методиками.

Для каріологічних досліджень використовували молюсків у період їх найбільшої статевої активності (травень – серпень). Препарати хромосом готували за методикою висушених препаратів з попереднім коліцинуванням тварин (Baršiene J., 2000), також застосовували метод відбитку (Побережний, Ситникова, 1978). Препарати висушували і фарбували протягом 20–25 хв. у

4-8 % розчині азур-еозину за Романовським, виготовленому на фосфатному буфері (рН 6,8). Аналіз мікропрепаратів здійснювали під мікроскопом „Біолам, Ломо - Д” (ок. 10, об. 90).

Географічний аналіз розподілу алелів проведено за допомогою програми Mapinfo Professional v.7.8. Для побудови генногеографічних карт використовували програму DIVA GIS.

Крім того, в дослідженні був задіяний метод моделювання екологічної ніші (Титар, 2011). Для цього встановлене місце знаходження особин виду прив'язувалось до відомого набору з 35 сучасних біокліматичних показників з електронної бази CliMond з подальшим використанням моделі Maxent (Phillips et al., 2006).

Статистична обробка матеріалів здійснювалась за допомогою пакетів STATISTICA 6.0. та Microsoft Excel v. 9.0.

АЛОЗИМНА МІНЛИВІСТЬ І СИСТЕМАТИЧНИЙ СТАТУС ГЕОГРАФІЧНИХ ФОРМ І ПРОБЛЕМА СПІРНИХ ВИДІВ

При електрофоретичному аналізі ряду ферментів і структурних білків м'язів ноги були отримані дані, що надійно інтерпретуються, відносно мінливості локусів: *Aat-1*, *Mdh-1A*, *Mdh-1B*, *Mdh-2*, *Sod-1*, *Pgm*, *Es-1A* і *Es-1B*, *AcPh*, *Lap*.

В результаті у фауні України підтверджена наявність двох симпатричних видів традиційного роду *Viviparus*, що загалом відповідає таксономічним уявленням багатьох попередніх (Жадин, 1952) та сучасних дослідників (Lisicky, 1991; Meier-Brook, 1993; Falniovski et al., 1996; Beršiene et al., 2000; Jakubik, 2006, 2009, 2012), щодо видового складу вівіпарід Центральної Європи. Види надійно репродуктивно ізольовані один від одного, що впливає з результатів спеціального дослідження генетичної структури спільного поселення цих двох видів в басейні р. Гуйва (басейн р. Тетерів), в якому не було знайдено гібридних особин. Цей висновок є досить важливим, адже за даними, отриманими іншими дослідниками (Falniowski et al., 1993, Porter, Ribí, 1994; Katoh, Ribí, 1996), в європейських популяціях відмічена міжвидова гібридизація, хоча вона і має різко обмежений характер.

Судячи з повної відсутності спільних алелів (виключення локус *Sod-1*), можна констатувати про дуже значний рівень дивергенції між *V. viviparus* і *V. contectus*, який цілком відповідає родовому рівню таксономічного членування молюсків цієї родини. Цей результат, а також інші генетичні дані (Falniowski et al., 1996; Beršiene et al., 2000) підтверджують, що ідея вважати молюсків *V. viviparus* і *V. contectus* представниками родів *Viviparus* і *Contectiana* не позбавлена достатніх підстав.

Вид *V. contectus* у межах українського ареалу слід вважати монотиповим, адже поліморфізму за дослідженими локусами в його популяціях не виявлено. Тоді як *V. viviparus* характеризується поліморфними локусами, зокрема локусом *Es-1*, причому алелі цього локусу розподілені у межах українських популяцій вкрай нерівномірно (рис. 1). А це дає підстави

вважати вид *V. viviparus* таким, що можливо складається із двох вікарних видів, умовна зона парapatрії між якими проходить по вододілу лівобережних притоків Дніпра з Сіверським Дінцем.

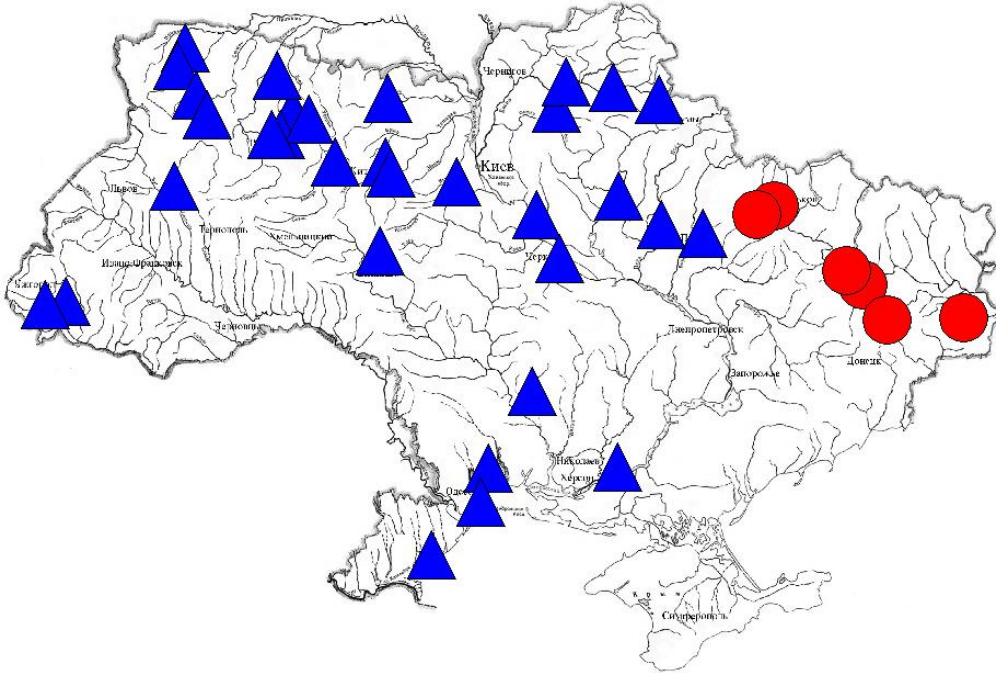


Рис. 1. Розподіл частот алелів локусу *Es-1* в популяціях *V. viviparus* у межах України. Трикутники – популяції з фіксаціями алелі *Es-1*^a, кружки – *Es-1*^b.

Достовірність отриманих даних про цілком ймовірну таксономічну неоднорідність *V. viviparus* і його диференціацію на східну та західну форми підтверджена і морфологічним аналізом. Зокрема, встановлено, що за шістью індексами черепашки з восьми застосованих між сіверськодонецькими і іншими популяціями загалом існують вірогідні відмінності, причому в чотирьох випадках на вищому рівні значущості. При однаковій висоті черепашки сіверськодонецькі молюски відрізняються меншим розміром устя і меншою шириною завитка.

Застосування дискримінантного аналізу доводить, що віднесення окремих особин за сукупністю ознак знаходиться на досить високому рівні значущості – 89,1%. Однак, якщо західно і центрально-українські молюски дискримінуються (на 97,3%), то сіверськодонецькі досить слабо – 29,1%, тобто їх мінливість вкладається у межі західних і центральних популяцій.

Моделювання екологічної ніші у межах *V. viviparus* за сукупністю біокліматичних факторів показало, що вона значно вужча у сіверськодонецької форми у порівнянні з західною (рис. 2). Це означає, що східна географічна форма займає більш вузьку нішу і є менш толерантною, ніж західна форма, що свідчить про значущість екологічних факторів в стабілізації зони парapatрії.

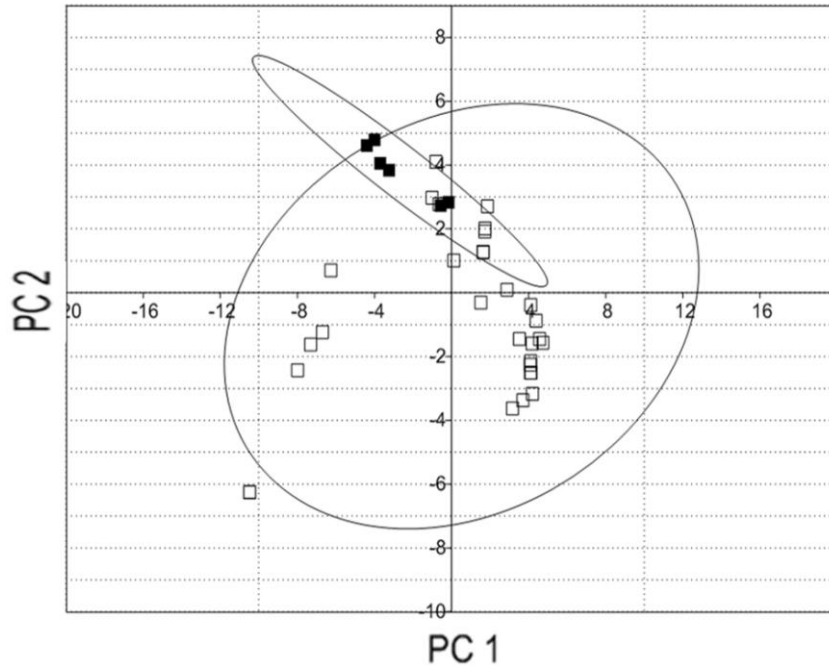


Рис. 2. Розподіл вибірок *V. viviparus* в просторі головних компонент, що обраховані за 35 біокліматичних факторів: чорні квадрати – популяції р. Сіверський Донець, білі квадрати – популяції басейну Дніпра та більш західних річок.

ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ

Проведення ревізії матеріалів двох зоологічних музеїв України, а також власні збори дозволили окреслити ареали видів у межах України (рис. 3), на підставі 402 точок знахідок цих видів. Ареал *V. viviparus* в Україні охоплює практично всі області та рівнинну частину України, а знахідки *V. contectus* стосуються західних, північних і в значно меншому ступені центральних областей. На півдні і сході існування цього виду наявним матеріалом не підтверджено.

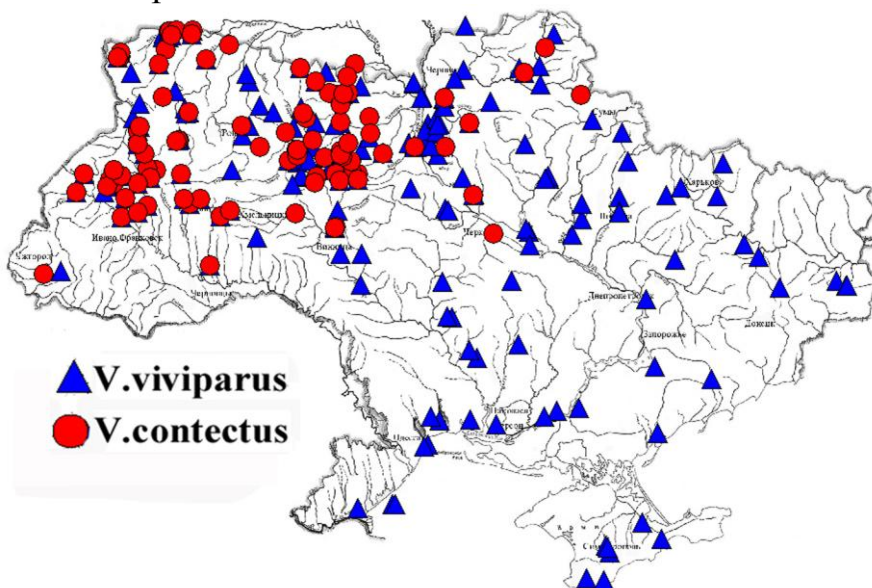


Рис. 3. Місця знахідок моллюсків роду *Viviparus* у межах України.

Моделювання екологічних ніш і звідси можливого поширення двох видів на підставі 35 біокліматичних факторів доводить, що вид *V. viviparus* є більш толерантним і площа місць, де ймовірність знахідки особин цього виду складає 100% в придатних для нього біотопах, є в чотири рази більша ніж у *V. contectus* (рис. 4).

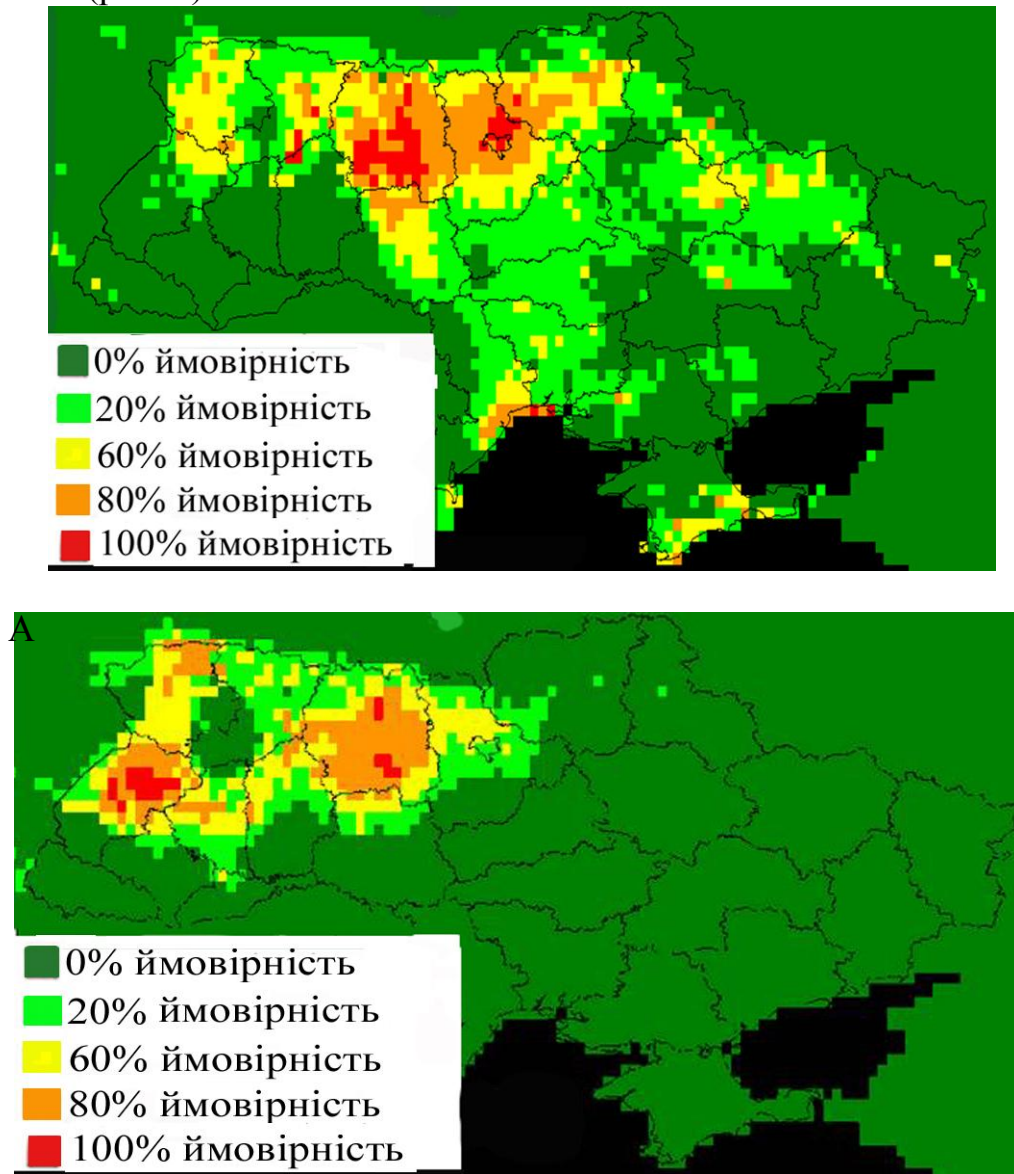


Рис. 4. Моделювання територій з різною ступінню присутності видів калюжниць на підставі 35 біокліматичних факторів. Зверху – ймовірна щільність поселень *V. viviparus*. Знизу – *V. contectus*. Темно-зелене заповнення – повна відсутність виду в придатних для нього біотопах, червоне заповнення – 100% присутність. Градації від світло-зеленого до помаранчевого від 20 до 80% присутності.

Більшу екологічну толерантність *V. viviparus* у порівнянні з *V. contectus* доводить і моделювання екологічної ніші, результати чого

представлені у просторі головних компонент (рис. 5). Адже площа хмари розсіювання вибірок за 35 біокліматичних факторів для першого виду у кілька разів більша, ніж для другого.

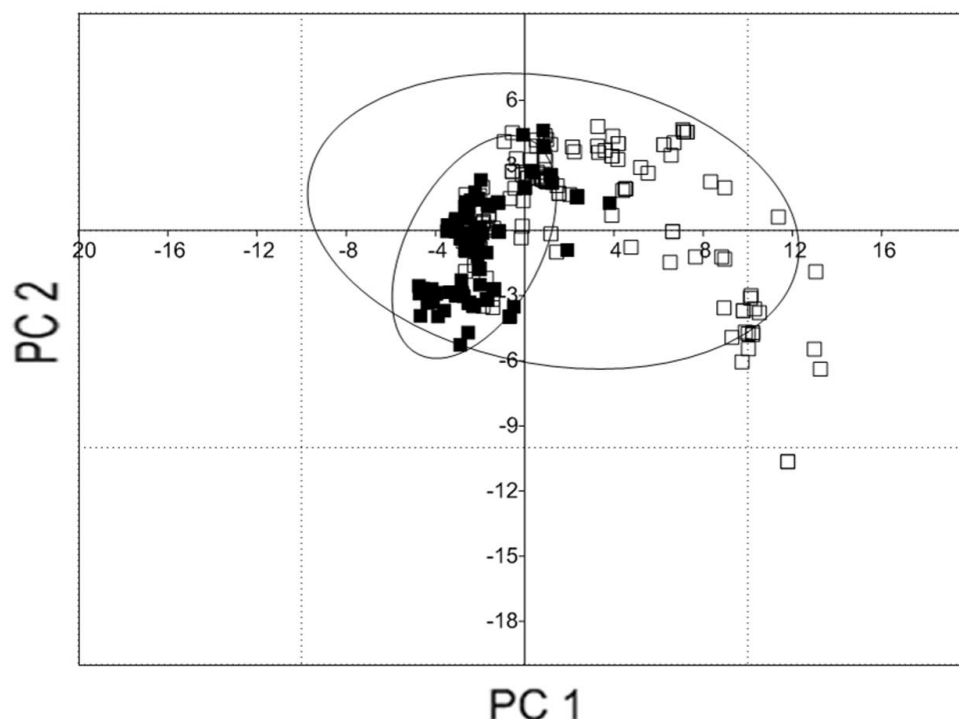


Рис. 5. Розподіл вибірок *V. contectus* (чорні квадрати) і *V. viviparus* (білі квадрати) в просторі головних компонент, побудованих за біокліматичними факторами.

ЧИСЕЛЬНІСТЬ

Значна представленість в колекціях зоологічних музеїв обох видів, починаючи з останніх десятиліть XIX до першого десятиліття XXI ст., дозволяє простежити динаміку відносної чисельності цих двох видів. Виявляється, протягом 1875-1930-рр. більш чисельним був *V. contectus*, частка якого в зборах, що налічують сотні особин, коливалася від 60 до 82%. Починаючи з другої половини XX ст. ситуація різко змінилася – в зборах стали переважати *V. viviparus* (рис. 5). В цей період частка особин *V. contectus* по десятиліттям коливалися від 0,2 до 29,8%, в середньому склавши 14%. Цю тенденцію різкого зменшення чисельності *V. contectus* по відношенню до *V. viviparus* підтверджують і сучасні дані. За спостереженнями, проведеними під час польових досліджень, встановлено, що в північних і західних областях, де зустрічаються обидва види молюсків, співвідношення між ними у кращому разі складає приблизно 1 до 10, а інколи доходило до 1 до 100. Висновок щодо сучасного різкого переважання *V. viviparus* над *V. contectus* в західних областях України також впливає з аналізу літературних даних, що стосуються малакофауни цього регіону (Гураль, 2003, 2008).

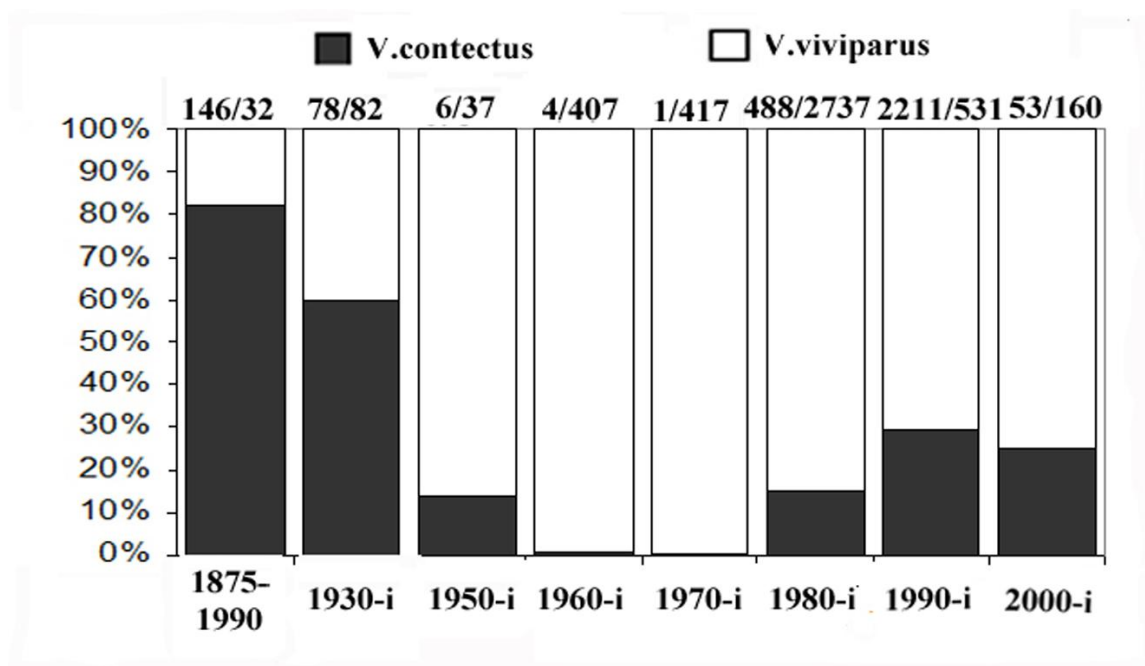


Рис. 5. Зміна співвідношення двох видів роду *Viviparus* в колекціях зоологічних музеїв ДПМ і ННПМ. Зверху число особин *V. contectus* по відношенню до *V. viviparus*

Очевидно, що зазначені тенденції зміни чисельності видів калюжниць впливають з екологічних особливостей двох видів, зокрема, явно меншої толерантності *V. contectus* у порівнянні з *V. viviparus*. Крім того, ці види віддають перевагу різним біотопам, що чітко впливає з практичної відсутності спільних поселень. При аналізі більш ніж 300 вибірок роду *Viviparus* з території України спільні поселення склали тільки 2,6%, причому в ситуаціях явного чисельного переважання одного виду над іншим (рис. 6).

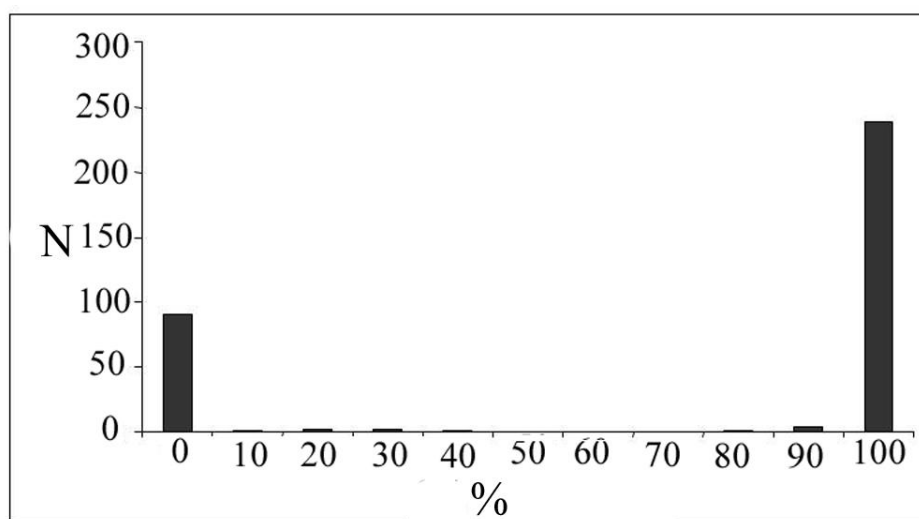


Рис. 6. Частка особин *V. contectus* (%) в поселеннях (N) молюсків роду *Viviparus* в водних системах України. За матеріалами музейних колекцій зоологічних музеїв ДПМ та ННПМ.

Альтернативний характер поселень цих двох видів підтверджують і отримані результати польових малакологічних досліджень річок і заплавних водойм басейну Середнього Дніпра, що були проведені Т. М. Кузьміною і які були люб'язно надані нам і проаналізовані в рамках спільного дослідження (Межжерин и др., 2014). З аналізу випливає, що не дивлячись на те, що представники роду *Viviparus* відносяться до числа досить чисельних моллюсків і, очевидно, є в притаманних біоценозах домінантами чи субдомінантами, однак, вони чітко уникають спільних поселень. При цьому *V. contectus* приурочений до заплавних озер, а *V. viviparus* – до річкового русла.

СПІВВІДНОШЕННЯ СТАТЕЙ

В результаті проведеного дослідження у водоймах України були отримані дані про співвідношення статей в 43 вибірках *V. viviparus*, що були взяті в різний час із різних річкових басейнів України (рис. 7). При цьому середньовибіркова частота самців складала $24,7 \pm 2,7\%$, а отримана у загальній вибірці з 1257 особин – $24,9 \pm 1,2\%$. Аналогічний аналіз по *V. contectus* був проведений на 36 вибірках. У цьому випадку розмах мінливості частки самців у популяції був не таким значним від 0 до $28,6\%$ (рис.7). При цьому частка вибірок з нульовими значеннями була $12,5 \pm 6,0$ і статистично не відрізнялася від того самого показника у *V. viviparus*. Однак, середньовибіркова частота самців у популяціях *V. contectus* суттєво та вірогідно менша $12,8 \pm 1,36\%$. До аналогічного результату приводить і аналіз за частотою знаходження самців в загальній вибірці із 1328 особин. В цьому випадку частота самців становить $13,5 \pm 0,9\%$ і відмінності виглядають статистично ще більш переконливими. Таким чином виходить, що співвідношення самців і самок у цього виду в два рази менше і в середньому приблизно становить 1♂ до 8♀ , тоді як у *V. viviparus* – 1♂ до 4♀ .

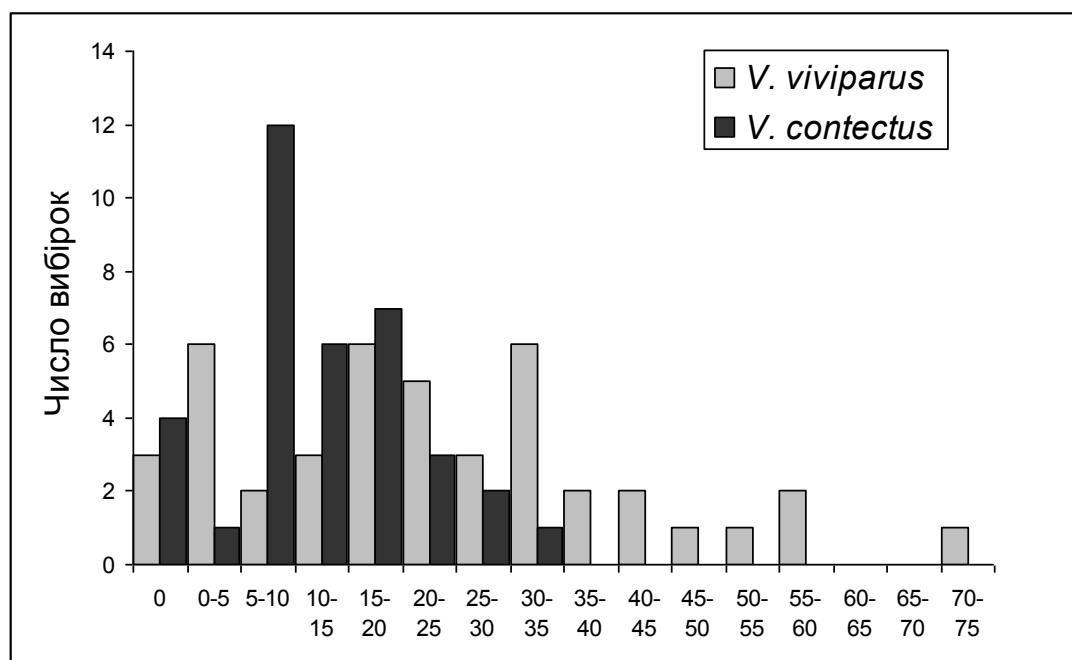


Рис. 7. Розподіл вибірок двох видів моллюсків за часткою в них самців.

Слід зазначити, що співвідношення статей є показником специфічним для кожної популяції, навіть для такої, де частка самців дуже низька і не перевищує 10%. Це підтвердили дослідження співвідношення статей в популяції *V. contectus* зі ставка біля с. Висока Піч, що тривало протягом чотирьох років і охоплювало вибірками весь теплий сезон.

ПЛОДЮЧІСТЬ

Порівняльний аналіз індивідуальної плодючості двох видів, що проводився у 2014 році в вересні-жовтні доводить, що у *V. viviparus* середнє число ембріонів на самку в 2,5-3 рази вище, ніж у *V. contectus* (рис. 8). Так середнє число ембріонів на самку у *V. viviparus* складає $10,26 \pm 1,8$ при максимальному значенні 55, тоді як у *V. contectus* $5,19 \pm 1,06$ і 26 відповідно. Виходячи з того, що розподіл особин за кількістю ембріонів значно відрізняється від нормального, була застосована низка статистичних прийомів, зокрема і непараметричних, які чітко довели, що різниця у плодючості цих видів вірогідна на дуже високому рівні значущості ($p < 0,001$).

Більш низька плодючість *V. contectus* може розглядатися як доказ недостатньої адаптованості цього виду до змінених умов сучасної України, адже в водоймах Польщі різниця у плодючості цих видів не спостерігається (Jakubik, 2012). Симптоматичною є і та обставина, що в минулі роки, навіть у *V. viviparus* (Жадин, 1928, Мирошниченко 1959), плодючість була значно вищою. Симптоматично, що частка самок без ембріонів в водоймах України зараз складає біля 28%, що значно більше ніж наводить В.І. Жадин (1928).

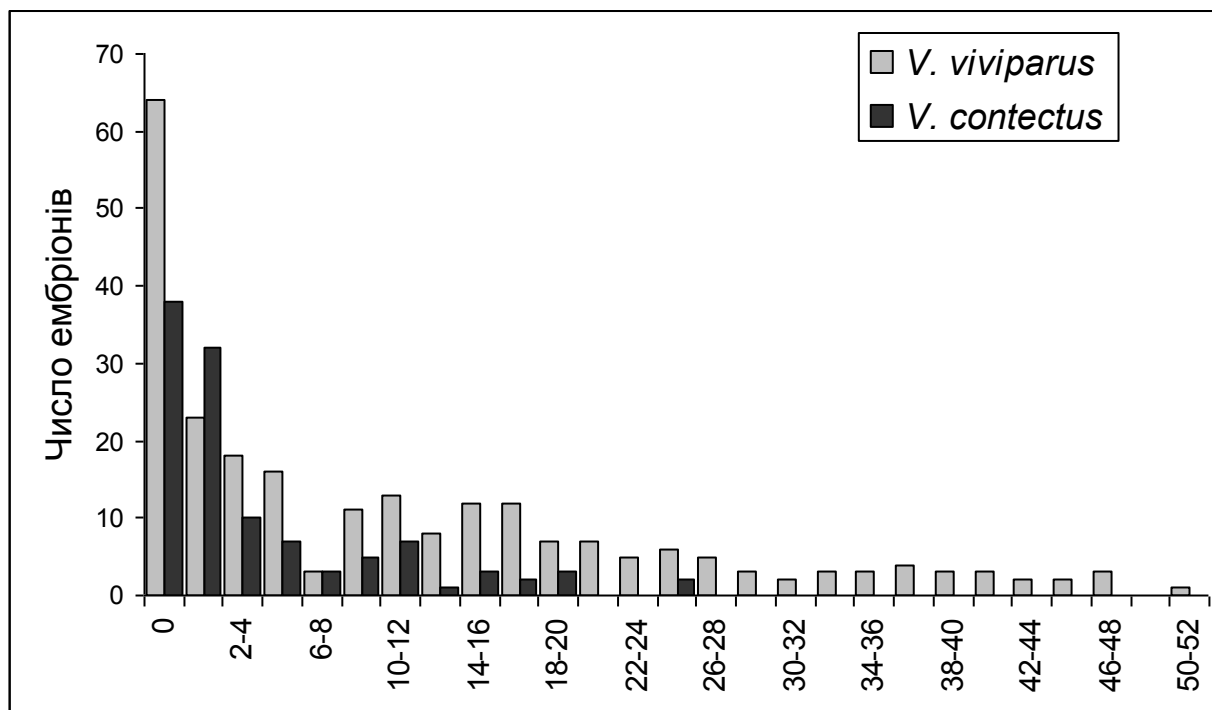


Рис. 8. Число ембріонів у самок двох видів калужниць в осінній період (вересень-жовтень).

Ще одним доказом зниженої плодючості у *V. contectus* у порівнянні з *V. viviparus* є результати регресійного аналізу, які доводять, що число ембріонів позитивно пов'язане з розмірами черепашки і при цьому за умови однакових розмірів воно значно більше у особин *V. viviparus*, ніж у *V. contectus* (рис. 9).

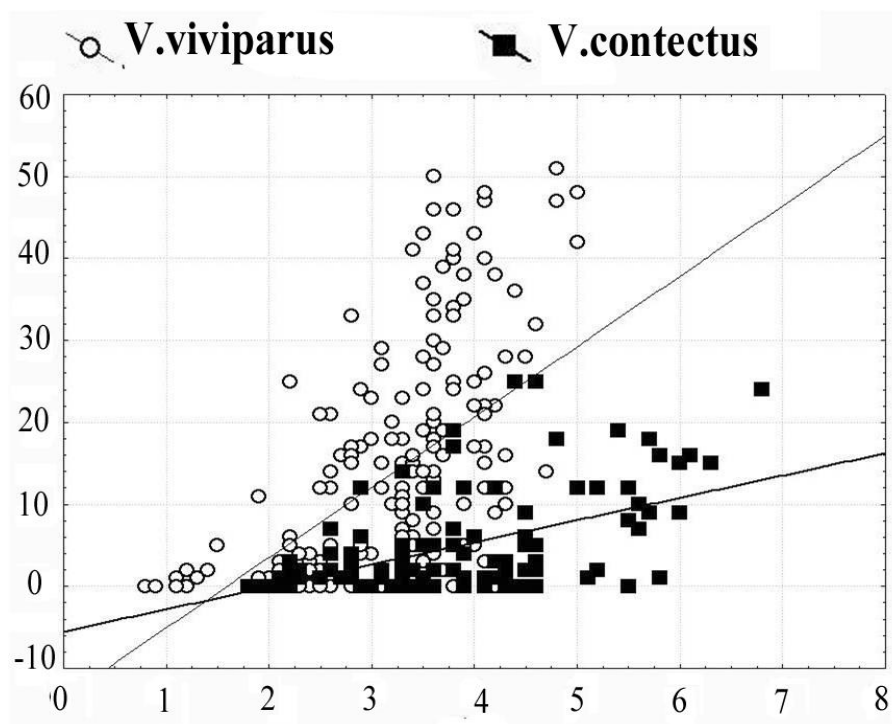


Рис. 9. Залежність числа ембріонів в залежності від рангу висоти черепашки у двох видів молюсків.

Оскільки частка самок є специфічним показником, то виникає питання: чи пов'язаний цей показник з іншими біологічними параметрами популяцій, зокрема плодючістю та середніми розмірами. Можна очікувати, що в популяціях, де частка самців мала, буде і низька плодючість. У *V. viviparus* кореляцій виявити не вдалося, а ось у *V. contectus* спостерігається позитивний зв'язок між середньо популяційними розмірами і індивідуальною плодючістю, а також цим показником і співвідношенням статей в популяціях (рис. 10).

Причому ті популяції, в яких розміри особин були найбільшими, спостерігалася найвища плодючість, а представленість самців була досить високою. Це дає підстави вважати, що саме трофічні умови конкретної водойми, що визначають темпи росту молюсків, також і впливають на плодючість та співвідношення статей. Тоді як співвідношення статей безпосередньо не впливає на плодючість.

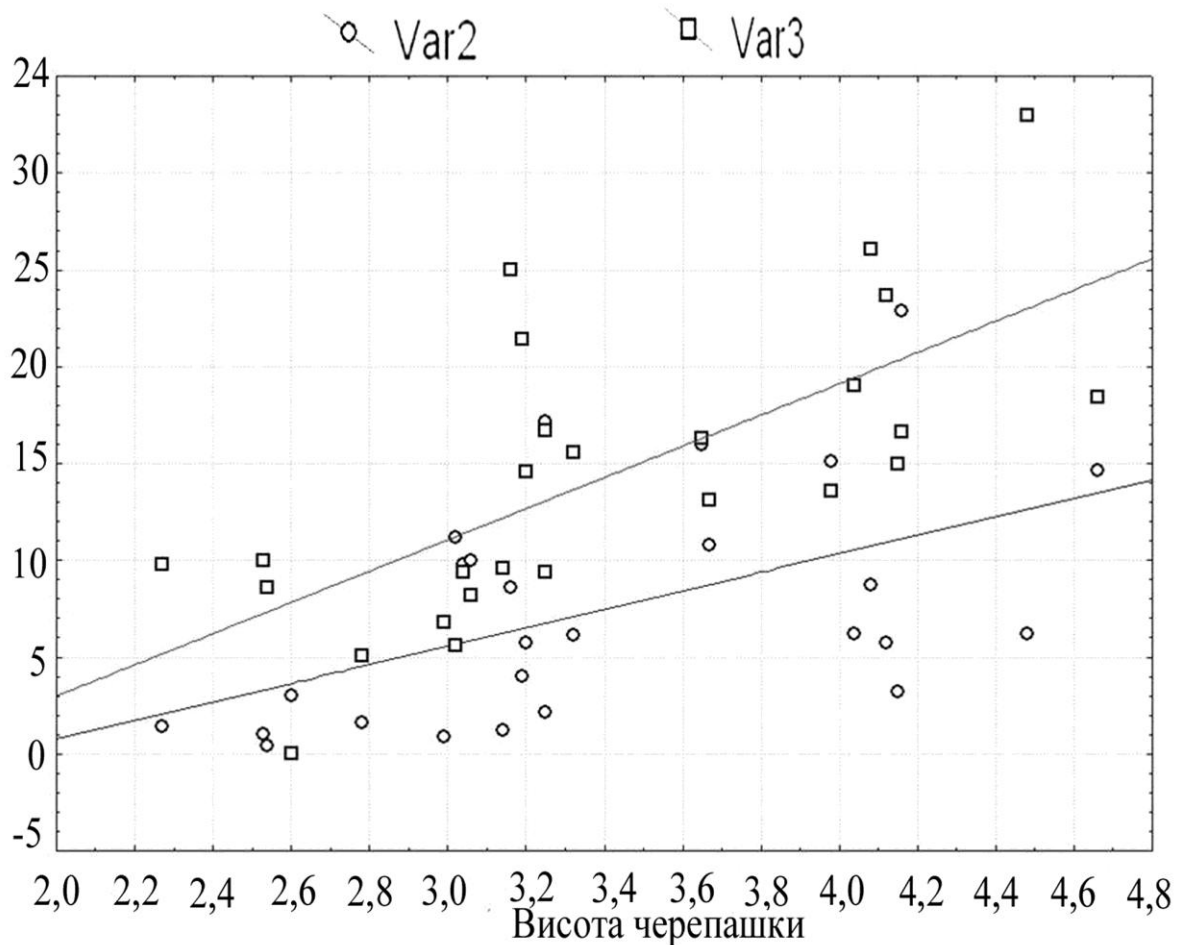


Рис. 10. Лінії регресії, які відображають зміну частки самців (var. 2) і середньої плодючості (var. 3) в вибірці (за віссю ординат) в залежності від середньої висоти черепашки.

МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ І СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ

Аналіз мінливості промірів черепашки і індексів доводить, що вид *V. contectus* має вірогідно вищі значення дисперсій ніж *V. viviparus*. Ця тенденція стає особливо чіткою при аналізі матеріалів з одного місцезнаходження (заплава р. Гуйва). Причому найбільш значущі відмінності між видами стосуються абсолютних промірів. Цей висновок підтверджують результати застосування методу головних компонент та багатовимірного шкалювання, за яким виходить, що основні відмінності у мінливості між видами стосуються першої координати, яка описує мінливість абсолютних ознак (рис.11). З огляду на ту обставину, що черепашки обох видів з заплави р. Гуйва мали чітко по п'ять обертів, тобто були дорослими і одного віку, впливає, що популяції *V. contectus* характеризуються, перш за все, нестабільністю ростових процесів.

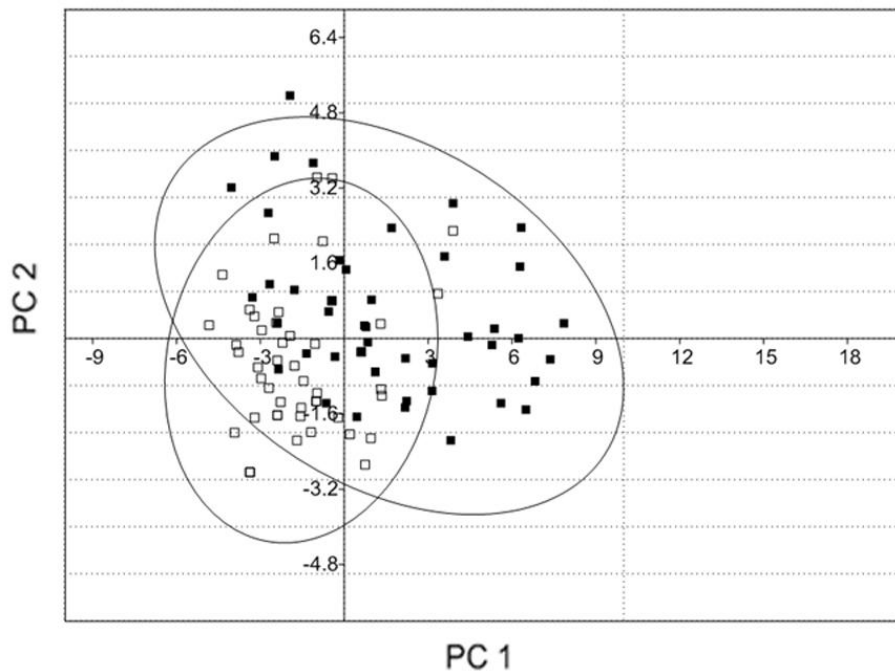


Рис. 11. Розподіл особин *V. viviparus* (білі квадрати) у порівнянні з *V. contectus* (чорні квадрати) в перших двох координатах багатовимірного шкалювання.

У обох видів мають місце конхіологічні відмінності особин різної статі. Ця обставина була підтверджена використанням цілого комплексу статистичних прийомів, в тому числі, і непараметричних. Слід зазначити, що характер і ступінь відмінностей між самками та самцями у двох видів досить відрізняється. Так, якщо у *V. viviparus* найбільш значуща різниця ($p < 0,001$) була за такими вимірами як висота і ширина кришечки, висота завитка, а також індексами ВКР/ВЧ, ШКР/ВЧ, ВОО/ВЧ, то у *V. contectus* – це висота черепашки, ширина кришечки, висота останнього оберту, висота завитка та індекс ВЧ/КО. Слід зазначити, що отримані відмінності між самками і самцями у *V. viviparus* за ознаками не співпадали з даними В.І. Жадіна (Жадін, 1928).

Використання дискримінантного аналізу з метою розпізнання самок і самців за сукупністю конхіологічних ознак у обох видів показало подібні результати (табл. 1): достатньо високу дискримінацію самок і надзвичайно низьку самців, три чверті яких за конхіологічними ознаками не відрізняються від самок. Можна зробити висновок, що певні відмінності між особинами різної статі в черепашці самок і самців у цих моллюсків все ж таки мають місце, однак назвати ці відмінності визначеним статевим диморфізмом, як у високоорганізованих роздільностатевих тварин, не виявляється можливим.

Таблиця 1

Класифікаційна матриця дискримінантного аналізу самок та самців двох видів калюжниць

Види		%	♀	♂
<i>V. viviparus</i>	♀	96,3	526	20
	♂	19,9	145	36
	В цілому	77,3	671	56
<i>V. contectus</i>	♀	98,5	192	3
	♂	22,9	27	8
	В цілому	87,0	219	11

КАРІОТИПОВА МІНЛИВІСТЬ

Отримані результати з каріотипування загалом відповідають даним з літературних джерел щодо числа хромосом у цих молюсків (Павлюченкова, 1997; Beršiene et al., 2000). Каріотип *V. viviparus* складається з 18 хромосом диплоїдного набору, які в профазі-I мейозу чітко утворюють 9 бівалентів. Хромосомний набір *V. contectus* має 14 хромосом, які утворюють відповідно 7 бівалентів. Близькими до літературних даних також є хромосомні формули, а виявлені незначні відмінності можуть бути пояснені як особливостями методик, так і фактором географічної мінливості.

Порівняння каріотипів самок і самців не виявило наявних гетероморфних пар. Це підтверджує дані Л. Баршене зі співавторами (Beršiene et al., 2000) та протирічить висновкам О.В. Павлюченкової (Павлюченкова, 1997) відносно XX-XY механізму визначення статі у цих молюсків.

Проведений морфометричний аналіз хромосом показав, що між самками та самцями в обох видів наявні відмінності за формою та розмірами хромосом. У *V. viviparus* вірогідні відмінності мають місце за 1-ю, 2-ю, 8-ю та 9-ю парами хромосом (рис. 12), а у *V. contectus* вони відзначені за 4 і 6 парами (рис. 13), тобто можна стверджувати про існування певних відмінностей між самками та самцями. Слід зазначити, що явище диференціації статей за довжиною аутосом відоме досить давно. У людини і пацюка (XY – визначення статі) довжина найбільшої пари аутосом у самців вірогідно більша, ніж у самок, тоді як по відношенню до найменшої пари аутосом спостерігається протилежна закономірність (Evans, Swezy, 1928; Reitalu, 1968).

Таким чином, відмінності каріотипів двох статей обумовлені не наявністю статевих хромосом, а, ймовірно, за все, особливостями

функціонування генетичного апарату самок і самців. Це означає, що у цих видів молюсків епігамне визначення статі, за яким співвідношення статей в популяції буде відображати особливості середовища існування, а виявлені відмінності каріотипів самок і самців мають фізіологічну природу на рівні анатомічних ознак.

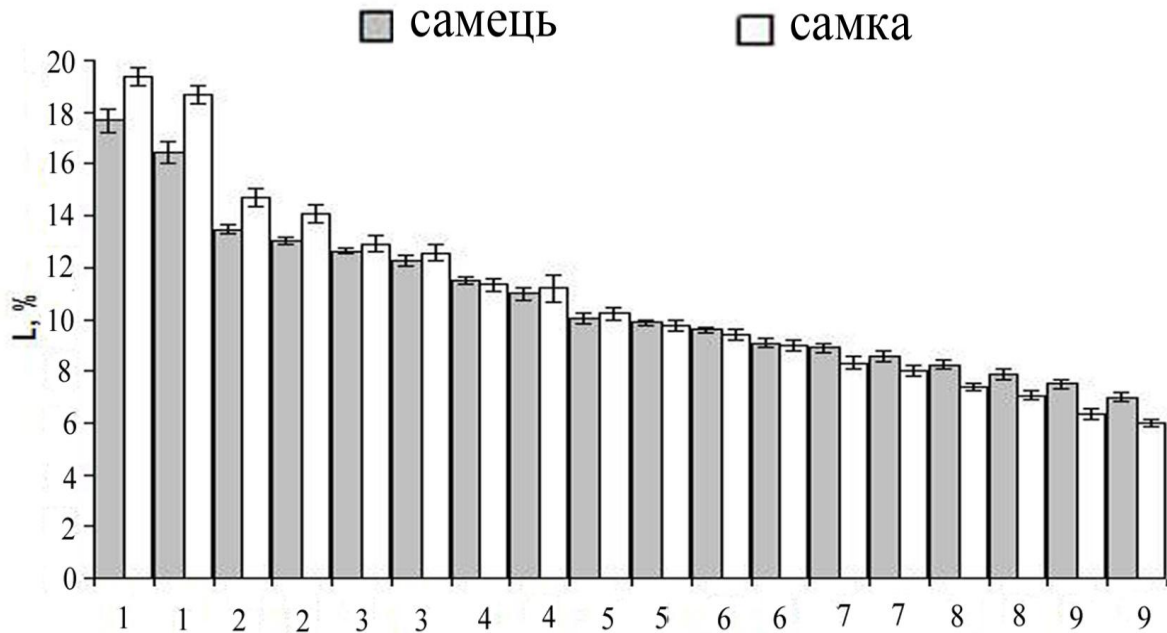


Рис. 12. Ідіограма відносної довжини хромосом (L, %) у самок і самців *V. viviparus*.

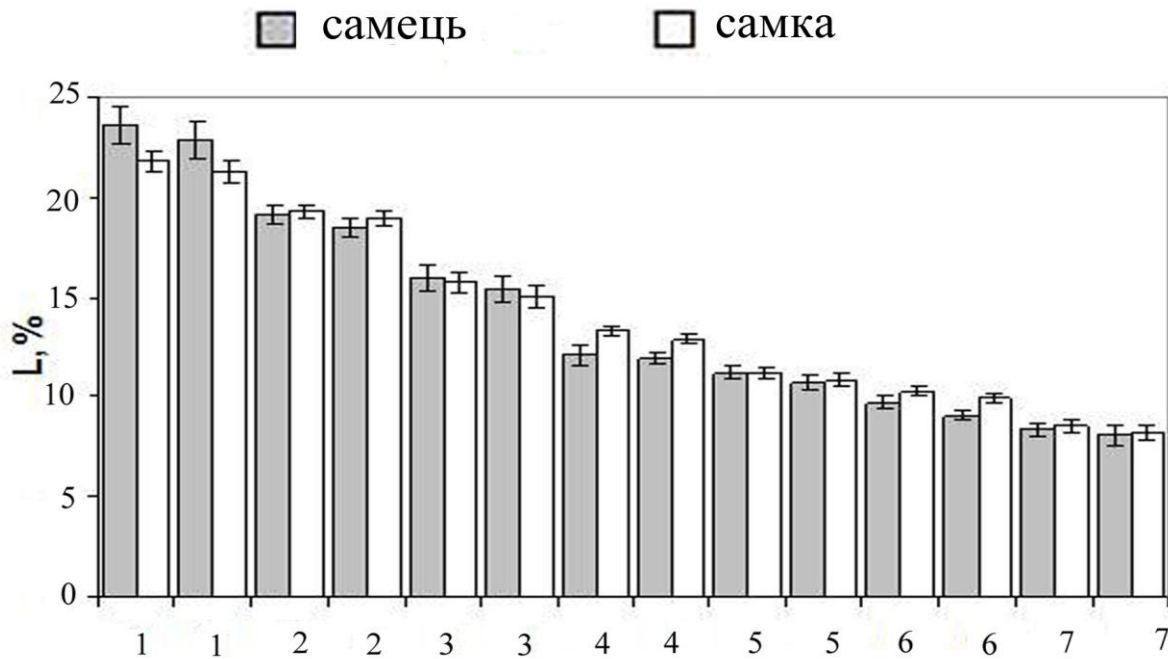


Рис. 13. Ідіограма відносної довжини хромосом (L, %) у самок і самців *V. contectus*.

ЖИТТЄВІ СТРАТЕГІЇ КАЛЮЖНИЦЬ І ЇХ ОСОБЛИВОСТІ

В розділі дисертації наводиться порівняльна характеристика двох видів калюжниць (табл. 2), з якої чітко випливає, що ці два біологічно досить близьких види молюсків в сучасних умовах мають різні життєві стратегії, які виражаються не тільки в їх різній чисельності і екологічній толерантності, але й в співвідношенні статей, плодючості та мінливості. При цьому у згасаючого виду *V. contectus* не виникають спеціальні адаптивні механізми на різних рівнях організації (індивідуальному, популяційному, мікроеволюційному), які дозволяли б цьому виду компенсувати втрати, що наносять йому несприятливі умови існування.

Таблиця 2

Порівняльна характеристика двох видів калюжниць з різними життєвими стратегіями в сучасних умовах

Характеристика	<i>V. viviparus</i>	<i>V. contectus</i>
Поширення в Україні	Водойми і річні системи на всій території	Центральна і Північна частини
Сучасна чисельність	Досить висока	Низька
Динаміка чисельності	Лише є тенденція падіння	Різке падіння
Толерантність	Досить значна	Невисока
Індивідуальний розвиток	Відносно стабільний	Менш стабільний ніж у попереднього виду
Співвідношення статей	1♂ : 4♀	1♂ : 8♀
Характер статевого поліморфізму	Слабо виражений	Слабо виражений
Середня плодючість	10 ембріонів на самку	5 ембріонів на самку

Виходячи з тих ознак, якими наділяють види з різними життєвими стратегіями (Раменський, 1935; Протасов, 2009), можна зробити висновок, що *V. viviparus*, який є відносно стабільним і має достатній адаптивний потенціал може бути визначений в сучасних екологічних умовах як вид-пациєнт, тоді як

V. contectus характеризується різко зниженими адаптивними показниками, а його життєва стратегія відповідає виду-експлеренту.

ВИСНОВКИ

Представлена робота – це комплексне порівняльне дослідження, що присвячене питанням мінливості, статеві структури і плодючості видів, що в сучасних умовах мають різні екологічні стратегії. Дослідження виконане з застосуванням алозимного, каріологічного аналізу, ГІС-моделювання та методів конхіолого-анатомічних досліджень.

1. У результаті проведеного алозимного і каріологічного аналізу у фауні України підтверджено наявність двох генетично дискретних симпатричних видів *Viviparus viviparus* і *V. contectus*, генетична дивергенція яких відповідає рівню окремих родів. При цьому *V. viviparus* є політиповим видом, утворюючи в басейні р. Сіверський Донець окрему генетичну форму.

2. ГІС-моделювання ареалів двох видів на основі 35 біокліматичних факторів визначило, що найбільш сприятливими для існування калюжниць є водні екосистеми Північно-Західної України. При цьому площа ареалу *V. contectus*, де умови для цього виду найбільш придатні, в три-чотири рази менша, ніж *V. viviparus*, що є наслідком меншої екологічної толерантності першого виду у порівнянні з другим.

3. Аналіз музейних матеріалів за 150-річний період показує, що до першої половини ХХ століття *V. contectus* був чисельнішим за *V. viviparus* і складав в колекціях до 66% особин цього роду. Починаючи з останньої третини ХХ століття, він втратив чисельну перевагу і зараз співвідношення між видами в місцях сумісного проживання приблизно на рівні 1:10-100 на користь *V. viviparus*. Причина різкого зниження чисельності *V. contectus* – руйнування заплавлених екосистем, водойми яких є головними резерватами його популяцій.

4. У сучасних популяціях співвідношення статей у більш проблемного виду *V. contectus* складає 1♂: 8♀, а у відносно благополучного *V. viviparus* 1♂: 4♀. У минулому співвідношення статей було близьким до 1:1. Співвідношення статей є специфічним для конкретної популяції і залишається стабільним по роках.

5. Індивідуальна плодючість в осінній період у *V. viviparus* в два рази вища, ніж у *V. contectus*. При цьому є підстави вважати, що за останні 80 років плодючість самок *V. viviparus* у водах України знизилась в 1,5-2 рази, при цьому частка самок без ембріонів вже складає біля 28%.

6. Виявлена позитивна кореляція між середніми розмірами черепашки, з однієї сторони, і часткою самців в популяції *V. contectus* і числом ембріонів на самку, з другої. Очевидно середні розміри, співвідношення статей та індивідуальна плодючість є досить чітким відображенням умов існування популяції цього виду.

7. Рівень стабільності розвитку, оцінений за ступенем варіювання конхіологічних ознак, суттєво вищий в популяціях *V. viviparus*, ніж у *V. contectus*.

8. Число хромосом у молюсків із басейну р. Тетерів відповідає даним попередніх дослідників ($2n = 14$ і $2n = 18$ у *V. contectus* і *V. viviparus* відповідно), близькими до літературних даних також є хромосомні формули. Статеві хромосоми у обох видів відсутні, однак за промірами хромосом між самками і самцями у обох видів є вірогідні відмінності, що, очевидно, викликано фізіологічними причинами.

10. Вид *V. viviparus* є відносно стабільним, має достатній адаптивний потенціал і може бути визначений в сучасних екологічних умовах України як вид-патієнт, тоді як *V. contectus* характеризується різко зниженими адаптивними показниками, а його життєва стратегія відповідає виду-експлеренту. При цьому вид *V. contectus*, різко втративши чисельність, не розвиває будь яких мікроеволюційних або популяційних механізмів, які б сприяли підвищенню ефективності розмноження чи стабілізації індивідуального розвитку і дозволили би таким чином дещо компенсувати вплив несприятливих для нього екологічних факторів.

ПУБЛІКАЦІЇ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Andriychuk T.V. On sexual dimorphism of karyotypes of *Viviparus viviparus* and *V. contectus* (Gastropoda, Viviparidae) / T.V. Andriychuk, A.V. Garbar // Vestnik zoologii. 2015. 49 (2) – P. 105-112 (*Особистий внесок: збір матеріалу, каріотипування, написання статті, статистична обробка*).

2. Гарбар О. В. Каріотипи видів роду *Viviparus* Montfort, 1810 (Gastropoda; Viviparidae) фауни України / О. В. Гарбар, Т. В. Андрійчук, Т. М. Чернишова // Науковий часопис НПУ імені М. П. Драгоманова. Сер. Біол., 2012. – 20. (4). – С. 67-72 (*Особистий внесок: збір матеріалу, каріотипування, статистична обробка, написання статті*).

3. Межжерин С. В. Четвертичные оледенения и геногеографическая структура популяций пресноводных моллюсков в пределах Украины / С. В. Межжерин, А. В. Гарбар, Т. В. Андрійчук, Л. А. Васильева [и др.] // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біол. – 2012. – 51, (2). – С. 178-181 (*Особистий внесок: збір матеріалу, його опрацювання, написання статті, узагальнення результатів*).

4. Андрійчук Т. В. Половая структура и характер полового диморфизма двух видов лужанок *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) и *Viviparus contectus* (Millet, 1813) (Gastropoda; Viviparidae) в пределах Украины / Т. В. Андрійчук, С. В. Межжерин // Науковий вісник Ужгородського університету. Сер. Біол. – 2014. – Вип 35. – С. 92-96 (*Особистий внесок: збір матеріалу, біологічний аналіз, морфометрія, написання статті*).

5. Межжерин С. В. Экологическая альтернативность близких видов пресноводных моллюсков живородок *Viviparus viviparus* и *Viviparus contectus* (Gastropoda; Viviparidae): ретроспектива и современное состояние / С.В. Межжерин, Т.В. Андрійчук, Р.В. Бабко, Т.Н. Кузьмина // Природничий альманах. Біол. науки, 2014. Вип. 20 – С. 105-113 (*Особистий внесок: збір матеріалу, аналіз колекцій, біологічний аналіз, написання статті, статистична обробка*).

6. Андрійчук Т. В. Деякі результати географічної, алозимної і морфологічної мінливості живородки річкової (*Viviparus viviparus*) у межах України / Т.В. Андрійчук // Матеріали конференції молодих дослідників-зоологів – 2011. – Зоологічний кур'єр, № 5. – Київ, 2011. – С.2.

7. Андрійчук Т. В. Співвідношення статей роду *Viviparus* Montfort, 1810 (Gastropoda; Viviparidae) Середнього Придніпров'я / Т.В. Андрійчук, О.В. Бобрик, К.В. Сіваєва // Біологічні дослідження. – 2011: II наук.-практич. конференція для молодих учених та студентів, 23 березня 2011 р. – Житомир, 2011. – С. 27-29 (*Особистий внесок: збір матеріалу, біологічний аналіз, написання статті*).

8. Жморщук М. В. Каріологічні особливості моллюсків роду *Viviparus* Montfort, 1810 (Gastropoda; Viviparidae) М.В. Жморщук, Т. В. Андрійчук, О.В. Гарбар // Біологічні дослідження – 2013: Матеріали IV наук.-практ. Всеукр. конф. молодих учених та студентів. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. Івана Франка, 2013. – С. 103 – 104. (*Особистий внесок: збір матеріалу, узагальнення результатів, написання статті*).

9. Андрійчук Т. В. Черевоногі моллюски роду *Viviparus* Montfort, 1810 (Gastropoda; Viviparidae) басейну річки Сіверський Донець / Т.В. Андрійчук, К.В. Сіваєва // Біологічні дослідження. – 2013: матеріали IV наук.-практич. всеукр. конф., 16-18 квітня 2013 р. – Житомир, 2013. – С. 72-73. (*Особистий внесок: збір матеріалу, його обробка, узагальнення результатів, написання статті*).

10. Жморщук М. В. Поширення моллюсків роду *Viviparus* Montfort 1810 (Gastropoda: Viviparidae) на території України / М.В. Жморщук, Т. В. Андрійчук, О.В. Гарбар // Біологічні дослідження – 2014: Збірник наук. праць V Всеукр. наук.-практ. конф. молодих учених та студентів. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2014. – С. 142-144. (*Особистий внесок: збір матеріалу, опрацювання літератури, написання статті*).

АНОТАЦІЯ

Андрійчук Т.В. Мінливість та статева структура двох видів калюжниць *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) і *Viviparus contectus* (Millet, 1813) (Gastropoda, Viviparidae) у межах України: порівняльний аналіз – Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України. Київ, 2015.

Дисертація присвячена комплексному каріологічному, морфометричному та алозімному аналізу. В результаті підтверджено наявність двох генетично дискретних видів *Viviparus viviparus* і *V. contectus*, генетична дивергенція яких відповідає рівню окремих родів.

ГІС-моделювання ареалів двох видів на основі 35 кліматичних факторів визначило, що найбільш сприятливими для існування калюжниць є водні екосистеми Північно-Західної України.

В сучасних популяціях співвідношення статей у більш проблемного виду *V. contectus* складає 1♂: 8♀, а у відносно благополучного *V. viviparus* 1♂: 4♀. Індивідуальна плодючість в осінній період у *V. viviparus* в два рази вища, ніж у *V. contectus*.

Рівень стабільності розвитку, оцінений за ступенем варіювання конхіологічних показників, суттєво вищий в популяціях *V. viviparus*, ніж у *V. contectus*.

Число хромосом у молюсків із басейну р. Тетерів відповідає даним попередніх дослідників ($2n = 14$ і $2n = 18$ у *V. contectus* і *V. viviparus* відповідно), близькими до літературних даних є хромосомні формули. Статеві хромосоми у обох видів відсутні, однак за промірами хромосом між самками і самцями у обох видів є вірогідні відмінності.

АННОТАЦИЯ

Андрійчук Т.В. Изменчивость и половая структура двух видов лужанок *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) и *Viviparus contectus* (Millet, 1813) (Gastropoda, Viviparidae) в пределах Украины: сравнительный анализ. - Рукопись. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 - зоология. - Институт зоологии имени И. И. Шмальгаузена НАН Украины. Киев, 2015.

Диссертация посвящена комплексному каріологическому, морфометрическому и алозімному анализу. В результате подтверждено наличие двух генетически дискретных видов *Viviparus viviparus* и *V. contectus*, генетическая дивергенция которых соответствует уровню отдельных родов.

ГИС-моделирования ареалов двух видов на основе 35 климатических факторов определило, что наиболее благоприятными для существования лужанок есть водные экосистемы Северо-Западной Украины.

Анализ музейных материалов за 150-летний период, показывает, что в первую половину XX века *V. contectus* был многочисленным за *V. viviparus* и составлял в коллекциях до 66% особей этого рода. Начиная с последней трети XX века, он потерял численное преимущество и сейчас соотношение между видами примерно на уровне 1: 10-100 в пользу *V. viviparus*.

В современных популяциях соотношение полов у проблемного вида *V. contectus* составляет 1♂: 8♀, а у благополучного *V. viviparus* 1♂: 4♀. Индивидуальная плодовитость в осенний период в *V. viviparus* в два раза выше, чем у *V. contectus*. Есть основания считать, что за последние 80 лет

индивидуальная плодовитость самок *V. viviparus* снизилась в 1,5-2 раза, при этом доля самок без эмбрионов повысилась до 28%.

Выявлена положительная корреляция между средними размерами раковины, с одной стороны, и долей самцов в популяции *V. contectus* и числом эмбрионов на самку, с другой. Это означает, что средние размеры, соотношения полов и индивидуальная плодовитость являются достаточно четким отражением условий существования популяции этого вида.

Уровень стабильности развития, оцененный по степени варьирования конхиологических показателей, существенно выше в популяциях *V. viviparus*, чем *V. contectus*.

Число хромосом у моллюсков с бассейна р. Тетерев отвечает данным предыдущих исследователей ($2n = 14$ и $2n = 18$ в *V. contectus* и *V. viviparus* соответственно). Хромосомные формулы также очень близки литературным данным. Половые хромосомы у обоих видов отсутствуют, однако по промерам хромосом между самками и самцами у обоих видов имеются достоверные различия.

Вид *V. viviparus* является относительно стабильным, имеет достаточный адаптивный потенциал и может быть определен в современных экологических условиях как вид-пациент, тогда как *V. contectus* характеризуется резко сниженным адаптивными показателями, а его жизненная стратегия соответствует виду-эксплерент. При этом вид *V. contectus*, резко потерявший численность, не развивает любых микроэволюционных или популяционных механизмов, которые бы способствовали повышению эффективности размножения или стабилизации индивидуального развития и позволили бы таким образом компенсировать влияние неблагоприятных для него экологических факторов.

SUMMARY

Andriichuk T.V. The Variability and Reproductive Organs' Structure of *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) and *Viviparus contectus* (Millet, 1813) (Gastropoda, Viviparidae) within Ukraine: the Contrastive Analysis. – Manuscript.

Dissertation for a Candidate Degree in Biology, speciality 03.03.08. – Zoology. – The I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine, Kyiv, 2015.

The dissertation focuses on the complex approach to karyological, morphometric and allozymic analyses. As the result of research the existence of two genetically discrete species *Viviparus viviparus* and *Viviparus contectus* is confirmed, genetic divergence of which corresponds to the level of the single genera.

The areal GIS-modelling of two species on the basis of 35 climatic factors reveals that the most favourable conditions for the viviparous are aquatic ecosystems of north-western Ukraine.

In current populations the correlation of two genders in problem-plagued species *V. contectus* is 1: 8, and in relatively trouble-free *V. viviparus* – 1: 4. The

individual breeding performance of *V. viviparus* is twice as much as *V. contectus* in autumn.

The stability level of the development evaluated by the conchological variation rate is considerably higher in *V. viviparus* populations than in *V. contectus*.

The chromosome number in mollusks of the Teteriv River Basin corresponds with the data obtained by the other scientists ($2n=14$ in *V. contectus* and $2n=18$ in *V. viviparus*). The chromosomal formulas are approximate to other scientific findings. Both species lack the X and Y chromosomes. With the help of chromosome measurements it is maintained that there are eventual differences between females and males of both species.

Підписано до друку 07.10.15. Формат 60х90/16. Папір офсетний.
Гарнітура Times New Roman. Друк різнографічний.
Ум. друк. арк. 0.9. Обл. вид. арк. 0.9. Наклад 100. Зам. 163.

Видавець і виготовлювач
Видавництво Житомирського державного університету імені Івана Франка
м. Житомир, вул. Велика Бердичівська, 40
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:
серія ЖТ №10 від 07.12.04 р.
електронна пошта (E-mail): zu@zu.edu.ua

